

LE SYSTEME DES GLANDES TEGUMENTAIRES DES
SCARABAEIDAE ROULEURS, PARTICULIEREMENT
CHEZ DEUX ESPECES DE *CANTHON* (COLEOPTERA)¹

DOMINIQUE PLUOT-SIGWALT

Laboratoire d'Entomologie,
Ecole pratique des Hautes Etudes
et
Muséum national d'Histoire
naturelle,
45 rue Buffon, F — 75005 Paris.
FRANCIA

Folia Entomológica Mexicana No. 74: 79-108 (1988)

¹ Este trabajo es una contribución al proyecto "Interacciones entre Ganado y Pastizales" del Instituto de Ecología, realizado con el apoyo del proyecto "Comportamiento reproductor de los escarabajos del estiércol (Insecta, Coleoptera, Scarabaeinae): aspectos ecológicos y etológicos" patrocinado por la Dirección Adjunta de Desarrollo Científico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.

Recibido para publicación: 7 mayo 1987.

Aceptado para publicación: 18 septiembre 1987.

RESUMEN

Las glándulas con canalículo de los Scarabaeidae rodadores son descritas en *Canthon indigaceus chevrolati* y *C. cyanellus cyanellus*. De acuerdo con la localización y con la forma de los canalículos, han sido reconocidas quince glándulas diferentes (áreas glandulares y glándulas organizadas), así como tres tipos de unidades glandulares dispersas. La comparación del sistema glandular de los Scarabaeidae rodadores y de los excavadores muestran que las glándulas anexas a las piezas bucales (glándulas mandibulares, glándulas del labro, glándulas "labiales") y al tubo digestivo (glándulas del esófago), así como aquellas que se relacionan con el aparato genital (glándula de la espermateca, glándulas vaginales, glándulas prepuciales) son comunes a los rodadores y a los excavadores. Por el contrario, la mayor parte de las glándulas situadas sobre el tegumento externo son propias de los rodadores y probablemente se relacionan con las particularidades de su comportamiento. Si bien los datos relativos a las glándulas clipeales, las glándulas tibiales y las unidades glandulares dispersas sobre todo el tegumento no conducen a ninguna conclusión definitiva, los que conciernen a las glándulas esternales (que son distintas en el macho y en la hembra) sugieren una relación con la bola así como una función en la repartición del trabajo en el contexto de la pareja. Por lo que se refiere a las glándulas pigdiales, su función principal es probablemente defensiva. En el caso de *C. cyanellus cyanellus*, no se han podido evidenciar particularidades glandulares que pudieran relacionarse con las particularidades del comportamiento (cuidado del nido) que presenta esta especie.

PALABRAS CLAVE: Coleoptera, Scarabaeidae, *Canthon*, glándulas tegumentarias, canalículo, tegumento externo, piezas bucales, esófago, aparato genital, rodadores, excavadores, comportamiento.

ABSTRACT

The integumentary glands (glands having ductules) of the ball-rolling Scarabaeidae are described for *Canthon indigaceus chevrolati* and *C. cyanellus cyanellus*. Fifteen different glands (glandular areas and organized glands) as well as three types of isolated glandular units have been recognized by their location and the shape of the ductules. Comparison of the glandular systems of the ball-rolling and the burrowing Scarabaeidae shows that the glands adjacent to the mouth parts (mandibular, labral and "labial" glands) and the digestive tract (oesophageal glands) as well those located on the genitalia (spermathecal, vaginal and preputial glands) are the same in both group. However, most of the glands located on the exoskeleton are specific to the ball-rollers and are probably related to their distinct behaviour. If the data concerning the clypeal glands, the tibial glands and the glandular units scattered over the entire exoskeleton do not allow to draw any conclusions, the data concerning the sternal glands, which are different in male and female, suggest a relationship with ball-rolling as well as a role in the distribution of the tasks during nesting. The function of the

pygidial glands is probably mainly defensive. As far as *C. cyanellus cyanellus* is concerned, it has not been possible to relate glandular structures to the behavioral particularities (brood care) shown by this species.

KEY WORDS: Coleoptera, Scarabaeidae, *Canthon*, integumentary glands, ductule, exoskeleton, mouth parts, oesophagus, genital apparatus, ball-rollers, burrowers, behaviour.

INTRODUCTION

Les glandes tégumentaires abdominales des Scarabaeidae, très variables à l'intérieur de la famille quant à leur répartition, leur diversité et leur densité, atteignent leur plus grande complexité parmi les rouleurs de pilules (Pluot-Sigwalt, 1982, 1983). Mais c'est aussi dans ce groupe, et non chez les fouisseurs à la fois moins riches et plus hétérogènes, que ces glandes laissent apparaître, malgré leurs variations, une certaine unité favorable aux recherches concernant leurs rôles.

Ces rôles restent très hypothétiques et faute d'une description précise du système glandulaire, dont seules sont connues les glandes volumineuses, l'étude expérimentale peut difficilement être menée. Les résultats de Tribe (1979), ceux de Bellés & Favila (1983) ainsi que les données morphologiques comparatives déjà obtenues (Pluot-Sigwalt, 1983) suggèrent néanmoins une relation avec la nidification.

Le présent travail se propose donc de décrire en détail le système glandulaire de *Canthon* et d'y rechercher les particularités propres au groupe des rouleurs. Deux espèces (*C. indigaceus chevrolati* Harold et *C. cyanellus cyanellus* Le Conte) ont été plus particulièrement étudiées en raison des recherches dont elles font l'objet dans le domaine du comportement et de la reproduction (Halffter *et al.*, 1983; Bellés & Favila, 1983; Martínez & Caussanel, 1984); elles ont en outre l'intérêt de présenter des comportements de nidification sensiblement différents (Halffter, 1977; Halffter & Edmonds, 1982).

Le système glandulaire tégumentaire est pris ici dans son sens le plus large, c'est-à-dire qu'il comprend toutes les glandes d'origine ectodermique, qu'elles soient situées sur le tégument externe ou non; il s'agit cependant des seules glandes à canalicule (voir la classification donnée par Noirrot & Quenmedey en 1974), les autres glandes, sans canalicule celles-là et d'ailleurs rares chez les Coléoptères, n'ayant pas pu être décelées par la méthode utilisée.

La description du système glandulaire des deux espèces étudiées se fera essentiellement d'après les indications (structure, répartition, densité) données par les canalicules qui tapissent la face interne du tégument; l'intérêt de ces derniers et le parti qu'on peut en tirer ont été récemment montrés (Pluot-

Sigwalt, 1986). Le premier chapitre rassemblera les glandes situées précisément sur le tégument externe; le deuxième celles qui, plus ou moins profondément invaginées, dépendent des pièces buccales, de l'oesophage et de l'appareil génital. Les particularités glandulaires des rouleurs seront ensuite recherchées dans le cadre d'une discussion comparative opposant les deux grands groupes de Scarabaeidae distincts par leurs comportements, celui des rouleurs et celui des fouisseurs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1) Espèces étudiées. Dans le genre *Canthon*, les deux espèces étudiées appartiennent au même sous-genre *Canthon* défini par Halffter & Martínez (1977). D'aspect et de dimensions très comparables, elles se différencient par des caractères morphologiques peu apparents et des caractères écologiques et éthologiques importants (Halffter, 1961; Halffter, 1977; Halffter *et al.*, 1983):

— *C. indigaccus chevrolati*, espèce coprophage de milieux ouverts, confectionne une seule boule-nid par nidification (nid simple) à laquelle la femelle ne donne pas de soins comme la plupart des autres rouleurs;

— *C. cyanellus cyanellus*, espèce nécrophage de forêt humide, présente la particularité de confectionner plusieurs boules-nids à chaque nidification (nid multiple) auxquelles la femelle donne des soins.

Tous les individus étudiés proviennent d'une même localité située près de Palma Sola (Etat de Veracruz).

D'autres espèces du genre ont été examinées: *C. humectus* (Say), *C. chalcites* (Haldeman), *C. imitator* Brown du même sous-genre *Canthon* et *C. viridis* (Beauvois) appartenant au sous-genre *Glaphyrocantion* (Halffter & Martínez, 1977).

2) Détection des glandes. Pour chacune des deux espèces, la totalité du tégument a été examinée sur une dizaine d'individus de chaque sexe. Les canalicules sont recherchés sur préparation microscopique du tégument; celui-ci est auparavant traité à la potasse, dépigmenté puis coloré au noir chlorazol selon la méthode de Carayon (1969) dont l'application aux canalicules a été rappelée récemment (Pluot-Sigwalt, 1986).

La densité glandulaire a été évaluée au microscope optique en comptant le nombre de canalicules présents sur 0,02 mm² de tégument, soit dans un carré de 150 µm de côté visible à la chambre claire.

La structure des canalicules, les orifices glandulaires et la surface externe du tégument ont été examinés au microscope électronique à balayage type Jeol J.S.M. 840, après métallisation.

3) **Données comparatives rouleurs-fouisseurs.** Ces données proviennent de l'examen d'une centaine d'espèces de Scarabaeidae et de quelques espèces de Geotrupidae et Aphodiidae dont la liste figure dans les publications précédentes (Pluot-Sigwalt, 1983, 1986; Paulian & Pluot-Sigwalt, 1984) consacrées aux glandes abdominales.

I.—LES GLANDES SITUEES SUR LE TEGUMENT EXTERNE

Le tégument externe est tapissé de milliers d'unités glandulaires, chacune pourvue d'un canalicule s'ouvrant directement à l'extérieur par un pore; les unes sont isolées, dispersées et de petites dimensions; les autres plus volumineuses sont regroupées en plages glandulaires diversement situées. J'appellerai les premières: *unités glandulaires dispersées* et qualifierai les secondes de *glandes* bien qu'elles ne soient pas organisées en glandes complexes. Ces plages glandulaires ou glandes se différencient généralement nettement des simples rassemblements plus ou moins denses d'unités dispersées par un ensemble de caractères morphologiques: canalicules différents, forte densité, limites précises.*

D'après leur emplacement sur le tégument et l'aspect de leurs canalicules, on reconnaît 6 glandes différentes. Quant aux unités glandulaires dispersées, elles sont de 3 types différents d'après leur canalicule.

Le système glandulaire est identique dans les deux espèces à l'exception de quelques différences qui seront signalées au fur et à mesure des descriptions. Entre les deux sexes, seules les glandes sternales présentent un dimorphisme, toutes les autres glandes sont semblables.

Les canalicules

La structure générale des canalicules peut être résumée comme suit: le canalicule est toujours formé de 3 parties successives distinctes (Fig. 2 et 3): canal conducteur (Cc) + canal récepteur apical (Cr2) + canal récepteur basal (Cr1) correspondant aux 3 cellules composant l'unité glandulaire (cellule canaliculaire + cellule sécrétrice apicale + cellule sécrétrice basale). La forme des canaux récepteurs (surtout l'apical) et leurs dimensions respectives caractérisent souvent assez nettement une glande donnée et constituent

* Cette nécessaire distinction entre *unités* et *plages* glandulaires est cependant arbitraire; l'étude comparative à l'intérieur de la famille montre en effet que tous les intermédiaires peuvent exister entre les groupements denses d'unités dispersées et les *plages* glandulaires différenciées qui ne deviennent glandes organisées que dans de très rares genres.

des critères morphologiques de valeur pour distinguer des glandes différentes.

Quelques grands types de canalicules, morphologiquement distincts ont ainsi été décrits (Pluot-Sigwalt, 1986). Ceux-ci correspondent sans doute à autant de glandes différentes mais ne reflètent pas la diversité glandulaire car des glandes très diverses peuvent posséder des canalicules à peu près identiques (voir les glandes du chapitre II). En l'absence de données histologiques complémentaires, les types de canalicules doivent avant tout être considérés comme de simples modèles destinés à faciliter la description des glandes, et non comme l'expression de telles ou telles glandes.

Chez *C. indigaceus chevrolati* et *C. cyanellus cyanellus*, on reconnaît 6 types de canalicules; il s'agit de ceux qui, souvent rencontrés dans la famille, ont déjà été décrits et figurés comme types A, B, C (unités glandulaires dispersées), F (glandes sternales femelles), G (glandes sternales mâles) et H (glandes pygidiales). Ils sont ici représentés schématiquement de façon à mettre en évidence leurs particularités et leurs différences spécifiques (Fig. 2 et 3). Comme d'ordinaire chez deux espèces d'un même genre, ces différences sont peu accusées et ne concernent que les dimensions des canaux récepteurs.

A. LES UNITÉS GLANDULAIRES DISPERSÉES

La totalité du tégument externe est tapissée d'unités glandulaires dispersées. Elles sont de 3 types bien distincts (A, B, C); le type A est présent partout tandis que les types B et C ont une distribution plus restreinte.

1) **Les aires tégumentaires ne possédant que le type A** (Fig. 1). Ce sont essentiellement les régions du corps non exposées, plus ou moins cachées, peu ou pas sclérifiées: face dorsale de l'abdomen et du thorax protégée par les élytres, face interne des élytres, sternites 1 et 2 non visibles; mais aussi les antennes, la face ventrale et la région postérieure de la tête, la presque totalité des hanches et de la face externe des fémurs.

Les unités glandulaires y sont toujours isolées. La densité est variable selon les endroits considérés; ainsi, sur les tergites, elle est croissante de la base (5 unités/0,02 mm²) à l'apex (30 unités/0,02 mm²) de l'abdomen; sur les pleures, elle est de moins 10 unités/0,02 mm²; les zones de frottement (sternites 1 et 2, articulations) en possèdent de très nombreuses et leur densité dépasse 30 unités/0,02 mm². Dans les articulations des pattes, les unités se groupent et les dimensions des canalicules s'accroissent.

2) **Les aires tégumentaires où coexistent les 3 types (A, B, C)** (Fig. 1). Ce sont les régions du corps très exposées et sclérifiées, aussi bien dorsales que ventrales, ainsi que la face interne des pattes.

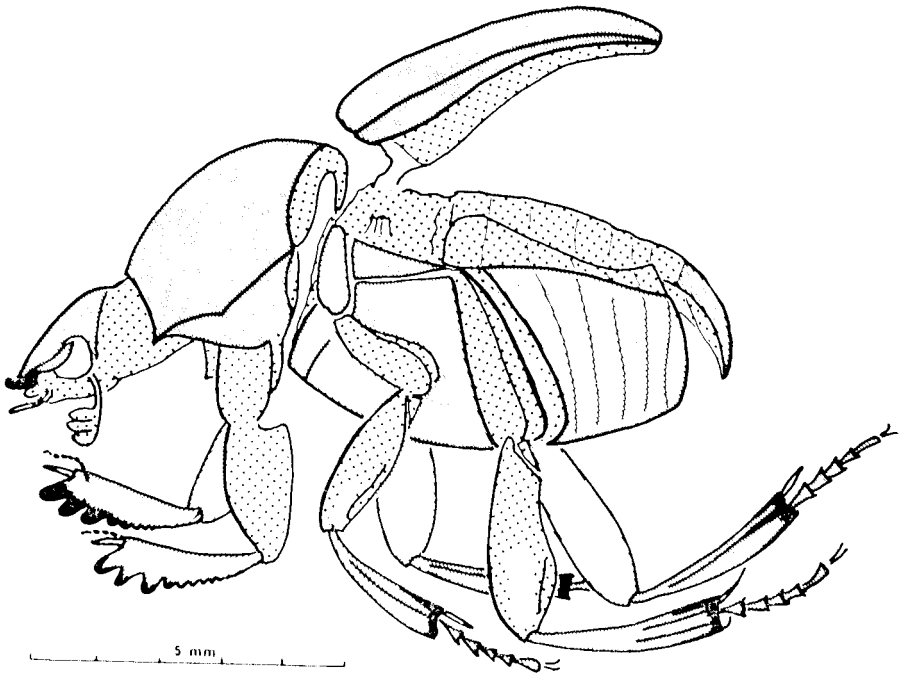


Fig. 1, répartition des unités glandulaires dispersées chez *Canthon indigaceus chevrolati*: en pointillé, seul le type A est présent; en grisé, les 3 types (A, B, C) sont présents. L'emplacement des glandes tibiales et des glandes clypéales est par ailleurs figuré en noir.

Les 3 types sont présents ensemble partout, dans des proportions à peu près constantes: les quantités respectives de A et B sont équivalentes et toujours régulièrement plus élevées, que celle de C. Toutefois, chez *C. cyanellus cyanellus* le type C manque totalement sur les sternites 3 à 6 (Fig. 3).

Les unités glandulaires sont isolées ou groupées par 2 ou 3, rarement 4; le type A est en général isolé, les types B et C souvent associés.

La densité est à peu près la même dans toutes les parties du corps, tête, thorax et abdomen, mais elle se montre irrégulière au sein d'une même région. Entre les densités minimale (5 unités/0,02 mm²) et maximale (40 unités/0,02 mm²) rarement notées, la moyenne se situe autour de 25 unités/0,02 mm²; la proportion des différents types pourrait alors s'établir ainsi: 11 A + 9 B + 5 C.

Dans quelques régions du corps, la densité est toutefois régulièrement faible (sternite 3, régions latérales du thorax) ou régulièrement forte (sternite 8,

suture sterno-pleurale, bords latéraux du pygidium, face dorsale de la tête).

Bien visibles sur le tégument examiné au microscope électronique à balayage, les pores sont toujours localisés sur les limites des plaques polygonales qui l'ornementent, empreintes presque partout visibles des cellules épithéliales sous-jacentes (Fig. 5); simples orifices circulaires, ils ne s'ornementent d'expansions cuticulaires que sur les tergites (Fig. 4) et ne doivent pas être confondus avec les pores sensoriels nettement plus larges qui sont présents un peu partout sur le tégument ainsi que divers sensilles.

Données bibliographiques. Les unités glandulaires dispersées, dites souvent "glandes dermiques", qui tapissent le tégument d'autres Coléoptères, sont comparables à celles de *Canthon*. Les auteurs récents (Pasteels, 1968a et b; 1969; Forsyth, 1972; Kendall, 1972; Delachambre, 1973; Cammaerts, 1974; Deroe, 1983) distinguent parfois 2 types différents mais ne précisent guère leurs fonctions sans doute très diverses. Cependant, des fonctions lubrifiantes dans les zones de frottement et des fonctions de protection et d'entretien dans les régions sclérifiées sont souvent avancées, ce que la répartition des 3 types décrits chez *Canthon* évoque également.

B. LES PLAGES GLANDULAIRES

1) et 2) **Les glandes tibiales et les glandes clypéales.** A en juger par leurs ressemblances, il s'agit de glandes ayant probablement les mêmes fonctions et qui peuvent être réunies dans la même description. Cependant, les difficultés techniques rencontrées dans l'étude des tibias et du clypéus, régions peu accessibles à l'observation, ne permettent d'en faire qu'une description succincte.

Elles se présentent sous la forme de plages glandulaires se différenciant relativement peu des unités glandulaires dispersées environnantes, toujours denses dans ces régions. Localisées à l'extrémité des tibias et à la bordure antérieure du clypéus (Fig. 1), leurs limites restent indistinctes. Sur les tibias antérieurs, elles tapissent plus précisément le bord dentelé externe; sur les tibias médians et postérieurs, elles se trouvent à l'apex, surtout du côté interne.

Les canalicules atteignent une forte densité évaluée à près de 80 unités/0,02 mm². Ils sont composés pour moitié de type C' (dimensions légèrement supérieures à celles du type C des unités dispersées) et pour l'autre moitié de type A.

Le tégument externe, très épais dans ces régions du corps, se révèle singulièrement modifié aussi bien sur les tibias que sur le clypéus. Sa surface n'est pas lisse mais profondément fissurée et craquelée en tous sens (Fig. 10 et 11);

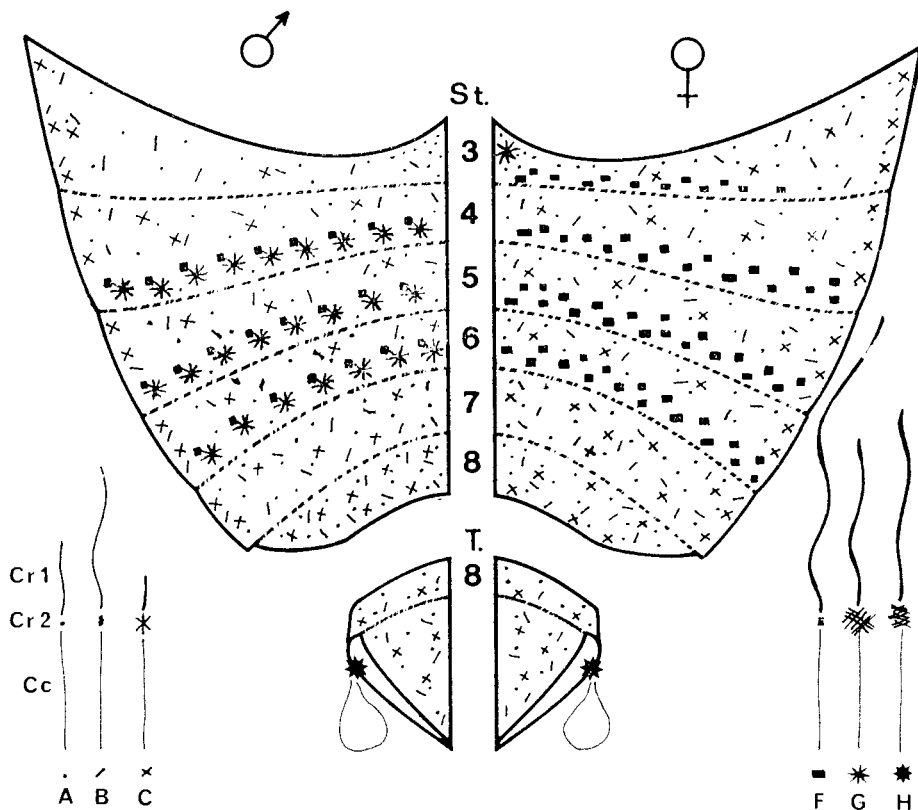


Fig. 2. *Canthion indigaceus chevrolati*: distribution, dans les deux sexes, des glandes abdominales et représentation schématique de leur canalicule.

A, B, C: unités glandulaires dispersées; F: glandes sternales femelles; G: glandes sternales mâles et glandes androïdes de la femelle; H: glandes pygidiales; Cc: canal conducteur; Cr1: canal récepteur basal; Cr2: canal récepteur apical.

son aspect évoque celui d'un tégument usé ou altéré. En raison du rôle très actif joué par les tibias et le clypéus dans les travaux de fouissement, le tégument y est sans doute plus qu'ailleurs soumis à l'usure. Toutefois, le fait que ces modifications n'apparaissent nulle part ailleurs et qu'elles coïncident avec les plages glandulaires dont elles occupent à peu près la même superficie, peut aussi suggérer l'existence de quelque particularité structurale du tégument liée à la présence des glandes.

Des pores sont visibles çà et là entre les fissures (Fig. 11), mais peu par rapport au nombre de canalicules observés.

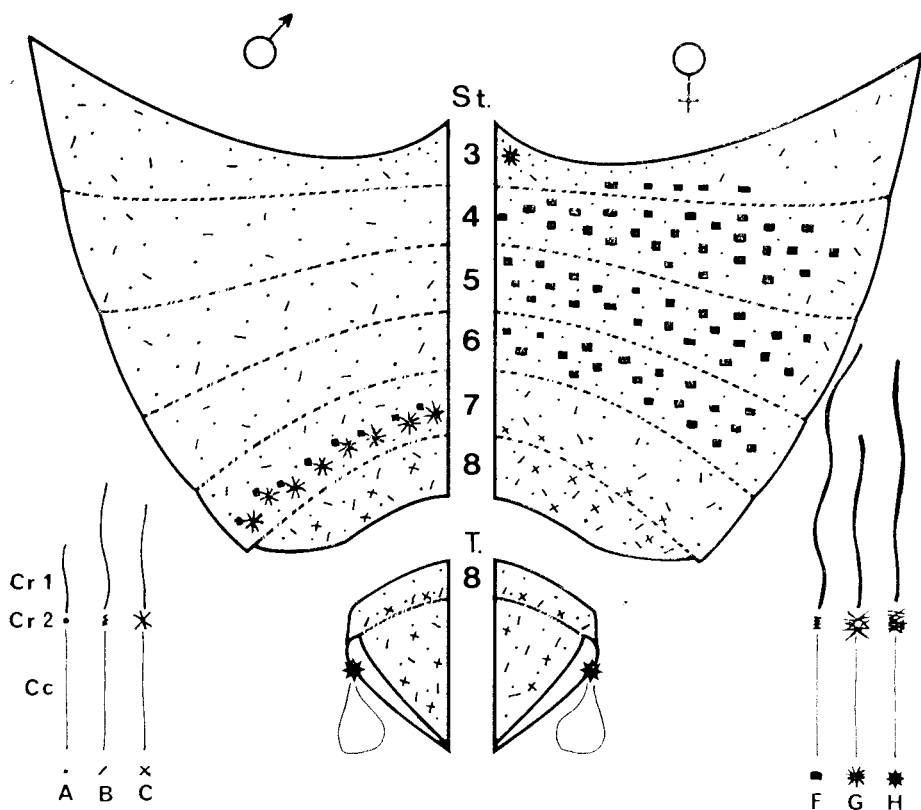


Fig. 3. *Canthon cyanellus cyanellus*: même légende que figure 2.

Données bibliographiques. Chez les Coléoptères, les pattes et la capsule céphalique sont très rarement des sites glandulaires. Des glandes y sont mentionnées chez des Malachiidae (Oehme, 1951). Chez certains Staphylinidae Pasteels (1968b, 1969) a décrit des glandes clypéales et postcéphaliques et chez des mâles de Tenebrionidae, des glandes situées dans les fémurs prothoraciques sont supposées sécréter une phéromone d'aggrégation (Faustini *et al.*, 1982).

3) Les glandes sternales mâles. Ces glandes, bien différenciées, sont constituées par de volumineux bouquets d'unités glandulaires régulièrement disposés le long des sternites 4, 5 et 6 chez *C. indigaceus chevrolati* (Fig. 2), uniquement le long du sternite 7 chez *C. cyanellus cyanellus* (Fig. 3).

On compte environ 40 à 50 bouquets par sternite, chacun composé de 30 à 100 unités glandulaires. Les canalicules ne sont pas tous de même type:

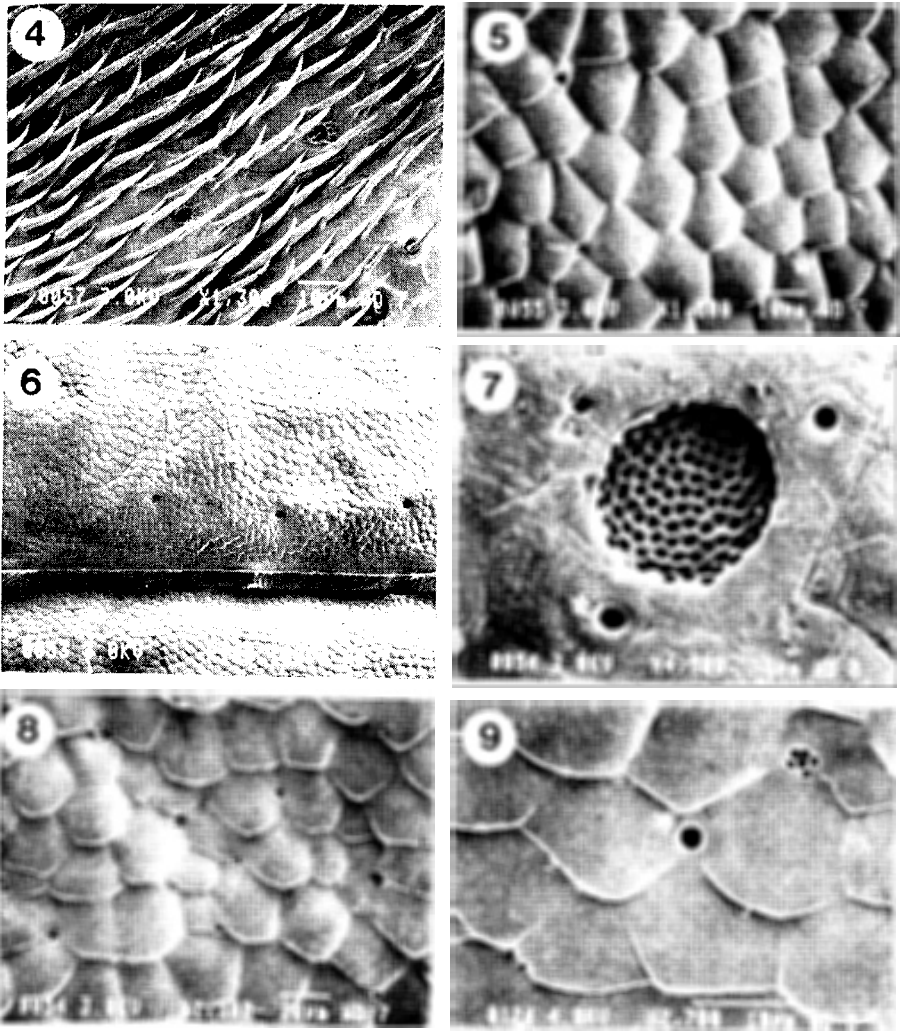


Fig. 4 à 8, pores glandulaires et tégument abdominal vus au microscope électronique à balayage chez *Canthon indigaceus cherrolati*. A noter la microsculpture polygonale régulière du tégument et la présence de pores sensoriels (*) sensiblement plus larges que les pores glandulaires (→). — 4, surface denticulée caractéristique des tergites où 3 pores glandulaires et un sensille sont visibles. — 5, sternite 8 montrant quelques pores d'unités dispersés et 2 pores sensoriels. — 6, pores des glandes sternales mâles groupés en cribellum alignés le long du bord postérieur d'un sternite. — 7, détail d'un cribellum entouré de 3 pores sensoriels. — 8, pores groupés des glandes sternales femelles. — 9, *idem*, à plus fort grossissement avec un pore sensoriel.

avec les canalicules de type G très abondants se trouvent mélangés des canalicules de type F (dimensions inférieures à celles du type F) dans la proportion de 20% environ. La densité est de l'ordre de 100 unités /0.02 mm².

Les pores sont groupés en cribella réguliers et circulaires autour desquels s'observent quelques "orifices" nettement plus larges que les pores glandulaires (Figs. 6 et 7) correspondant selon toute apparence à des pores sensoriels: ces derniers se retrouvent ici et là sur le tégument en assez grand nombre.

4) **Les glandes sternales femelles.** Ce sont de larges plages glandulaires situées sur les sternites 3, 4, 5 et 6 dans les deux espèces. Chez *C. indigaccus chevrolati*, elles sont localisées dans la moitié postérieure de ces sternites (Fig. 2), tandis que chez *C. cyanellus cyanellus* elles en occupent la quasi totalité (Fig. 3).

Les unités glandulaires, toutes de type F, sont rarement isolées et s'assemblent par groupes de 4 à 10. La densité est de l'ordre de 50 à 80 unités /0.02 mm².

Sur la surface externe du tégument, les pores de ces glandes ne se distinguent de ceux des unités glandulaires dispersées très rares que par leur groupement plus important (Figs. 8 et 9).

5) **Les glandes sternales androïdes de la femelle.** Constituées par une petite plage glandulaire située dans la région médiane du sternite 3 faisant saillie (Figs. 2 et 3), elles sont très discrètes et peu différenciées dans les deux espèces examinées. Dans d'autres genres, elles sont très développées et montrent alors de grandes ressemblances avec les glandes sternales mâles d'où leur nom d'androïdes.

Les canalicules, de type G (dimensions inférieures à celles du type G), sont rassemblés en groupe de 4 à 10; on n'en compte que quelques dizaines chez *cyanellus*, moins encore chez *chevrolati*.

Les pores sont groupés comme ceux des glandes sternales femelles.

Données bibliographiques. Les glandes sternales sont relativement peu répandues chez les Coleoptères. En dehors de celles de certains Staphylinidae et Tenebrionidae situées souvent très postérieurement et possédant un rôle défensif bien connu (voir Dettner, 1987), elles restent rares. Présentes alors dans un seul des deux sexes, elles sont soupçonnées d'émettre des phéromones sexuelles: mâles de Dermestidae (Levinson *et al.*, 1978) et de Bathysciinae (Cazals & Juberthie-Jupeau, 1983; Juberthie-Jupeau & Cazals, 1984); femelles de Dermestidae (Stanic *et al.*, 1970; Hammack *et al.*, 1973) et de Chrysomelidae (Lew & Ball, 1978).

6) **Les glandes pygidiales.** Elles consistent en 2 gros bouquets d'unités glandulaires situés symétriquement sur les rebords latéraux du pygidium, un peu-au-dessous du sillon transversal séparant la base et l'apex de ce tergite.

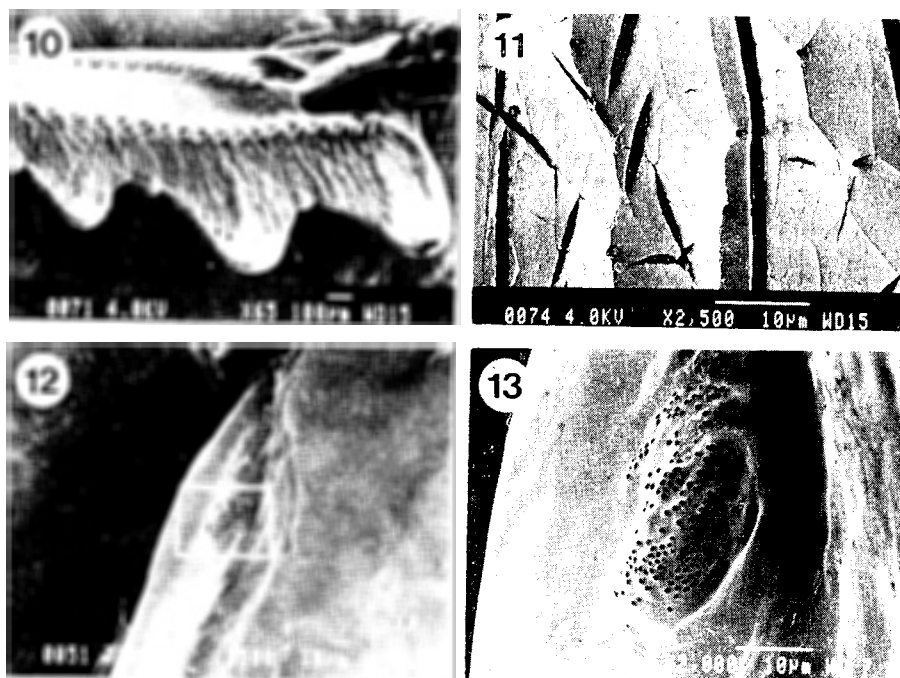


Fig. 10 à 13, pores glandulaires et aspect du tégument chez *Canthon indigaccus chevrolati*, vus au microscope électronique à balayage. 10, face interne d'un tibia antérieur montrant l'aspect très particulier du tégument bordant les glandes tibiales. 11, *idem*, à fort grossissement, détail des fissures et pores isolés çà et là. 12, bord latéral du pygidium montrant l'emplacement des pores groupés des glandes pygidiales. 13, détail des pores.

Copyright Muséum Paris 1987/MEB SCSV.

Chaque bouquet comprend plus d'une centaine d'unités glandulaires, toutes de type II.

Les pores groupés sont situés dans une dépression peu profonde (Figs. 12 et 13) à la lisière des rebords.

Chaque bouquet est pourvu d'un réservoir anatomiquement indépendant, vaste poche plissée formée par la membrane qui relie le pygidium au sternite 8 et mesure une fois déployée 2,5 mm de long sur 2,5 mm de large (Fig. 14); les parois en sont fines et transparentes.

La connection glande-réservoir ne se réalise qu'au repos, lorsque les rebords latéraux du pygidium sont emboîtés à l'intérieur du sternite 8. Les cribella se trouvent alors en face de l'orifice des réservoirs et la sécrétion peut s'accumuler dans ces derniers. Au contraire, lorsque le pygidium se sou-

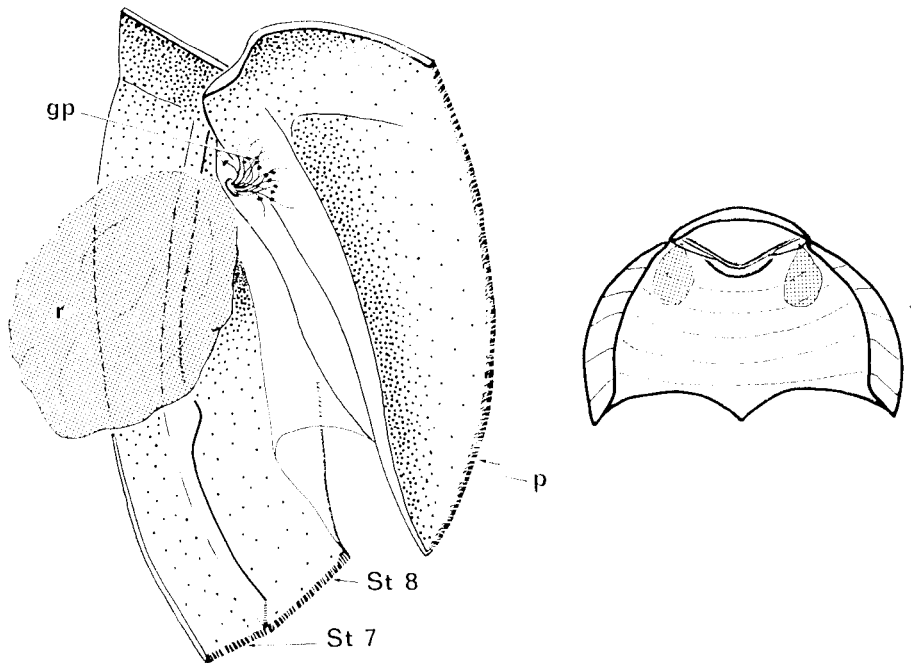


Fig. 11. emplacement chez *Canthon* des glandes pygidiales et aspect du réservoir après traitement à la potasse: schéma général et détail de la moitié gauche du pygidium et des sternites 7 et 8 en vue interne.

gp: glandes pygidiales; p: pygidium; r: réservoir; St. 7 et 8: sternites 7 et 8.

lève, les rebords latéraux se déboitent et les cribella se trouvent plus ou moins à l'extérieur; la sécrétion peut être alors évacuée par l'orifice du réservoir ainsi libéré.

Données bibliographiques. Les glandes pygidiales qui sont répandues chez certains Coléoptères (Weatherston & Percy, 1978; Dettner, 1987) sont bien connues pour leur rôle défensif. Des recherches récentes (voir la mise au point de Dettner) montrent que les glandes abdominales défensives (qu'elles soient tergaux ou sternaux) peuvent aussi posséder des fonctions secondaires plus discrètes. Ainsi, pour ne citer qu'un exemple, les substances sécrétées peuvent à certaines concentrations provoquer l'agrégation chez *Biaps* (Tenebrionidae) (Fanner & Hien, 1973).

II. LES AUTRES GLANDES ECTODERMIQUES

Les glandes très diverses regroupées par commodité dans ce chapitre ne débouchent pas directement à l'extérieur: plus ou moins invaginées, elles dé-

pendent principalement de pièces buccales et de l'appareil génital ectodermique; les intestins antérieur et postérieur, également d'origine ectodermique, en sont dépourvus à l'exception de l'oesophage.

Plages glandulaires ou glandes organisées, elles présentent la même structure générale que les glandes situées sur le tégument externe mais leurs canalicules sont beaucoup plus uniformes d'aspect.

Les canalicules

Sans être identiques d'une glande à l'autre, les canalicules montrent un aspect très comparable, caractérisé par un canal récepteur apical très réduit, semblable à celui du type A précédemment décrit. Le canal récepteur basal est plus ou moins développé selon les glandes examinées, mais souvent long (70 à 80 μm) (Figs. 15 à 19). L'uniformité de ces canalicules contraste avec la diversité de ceux situés sur le tégument externe et elle est d'autant plus remarquable à constater que les glandes sont d'origines très différentes.

A. LES GLANDES ANNEXÉES AUX PIÈCES BUCCALES ET A L'ŒSOPHAGE

Toutes les pièces buccales, sauf les maxilles, possèdent des glandes particulières qui ne doivent pas être confondues avec les unités glandulaires dispersées (type A) dont elles sont également tapissées dans leurs régions externes, comme toute la face ventrale de la tête. Ces glandes sont des plages glandulaires discrètes, sauf les glandes mandibulaires qui sont organisées.

1) Les glandes mandibulaires. Chez les Scarabaeidae, des glandes mandibulaires ont déjà été signalées chez *Phanaeus* par Edmonds (1972) mais celles-ci semblent être passées inaperçues dans l'étude ultérieure réalisée chez *Canthon pilularius* (Hata & Edmonds, 1983).

Elles sont situées sous la base des mandibules qu'elles prolongent postérieurement entre les 2 apodèmes (Fig. 16). On y distingue deux régions cuticulaires différentes ayant apparemment toutes deux la fonction de réservoir: pour les distinguer l'une de l'autre, j'appellerai la première: *réceptacle* (terme utilisé par Edmonds que n'a figuré que cette seule région chez *Phanaeus*) et la seconde: *réservoir*.

Le réceptacle (*rc*) est une expansion cuticulaire de la base des mandibules en forme de coupe largement ouverte ventralement contre la base des maxilles à laquelle elle est reliée et qui la ferme en partie. La paroi lisse et rigide est légèrement pigmentée. Une centaine de canalicules y débouchent dor-

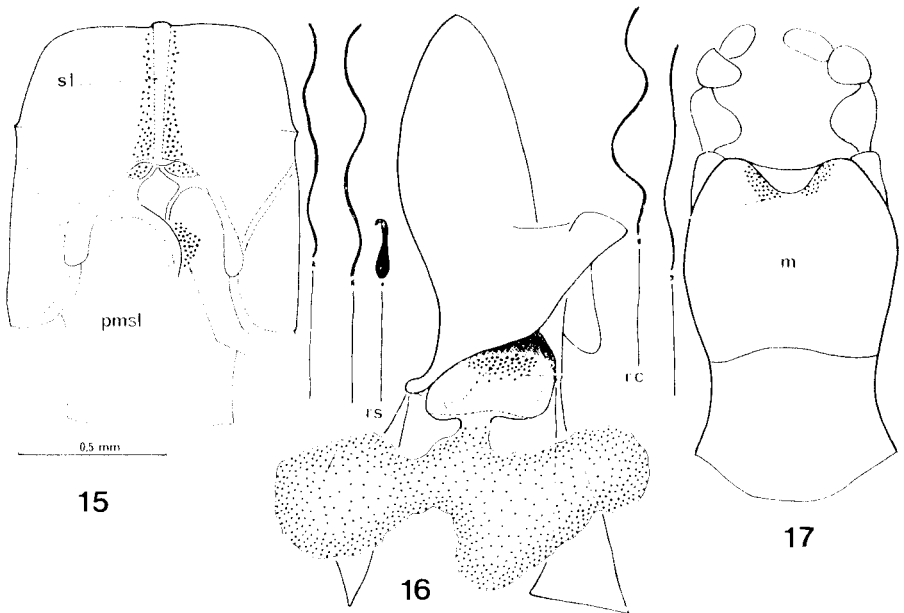


Fig. 15 à 17, emplacements des glandes annexées aux pièces buccales et représentation schématique de leur canalicule chez *Canthon cyanellus cyanellus*. Les unités glandulaires sont représentées par un point et la pilosité n'a pas été figurée. 15, labre-épipharynx, vue dorsale. 16, mandibule gauche, vue dorsale. 17, mentum, vue ventrale.

m: mentum; *pmsl*: processus postérieur médian du suspenseur labral; *rc*: réceptacle rigide; *rs*: réservoir membraneux; *sl*: suspenseur labral.

salement, la plupart concentrés dans la région antérieure, sous la base même des mandibules. Les canalicules, de grandes dimensions, sont tous semblables (Fig. 16).

Le réservoir (*rs*) est une vaste poche membraneuse grossièrement bilobée débouchant postérieurement dans le réceptacle. La paroi fine, souple, transparente est recouverte d'unités glandulaires régulièrement réparties. Les canalicules ne sont pas tous semblables (Fig. 16): chez certains, le canal récepteur basal est long, chez d'autres il est très court mais élargi.

Données bibliographiques. Chez les Coléoptères, des glandes mandibulaires sont connues chez des Gyrinidae (Honomichl, 1975), Pselaphidae (Cammaerts, 1974), Coccinellidae (Pradhan, 1939), Cerambycidae (Moore & Brown, 1971) et Curculionidae (Dönges, 1954). Mais des glandes maxillaires sont plus souvent décrites; on en connaît chez des Dytiscidae (Casper, 1913), Sta-

phylinidae (Pasteels, 1968, 1971), Cryptophagidae (Evans, 1961), Coccinellidae (Srivastava, 1959), Tenebrionidae (Srivastava, 1959; Schulze, 1975), Curculionidae (Murray & Tieg, 1935; Dettel, 1942).

Ces glandes, comme toutes celles qui sont annexées aux pièces buccales, sont généralement supposées remplacer les glandes salivaires d'origine labiale dans la plupart des Ordres mais absentes chez les Coléoptères, sauf rares exceptions. Cependant Moore & Brown (1971) reconnaissent une fonction défensive aux glandes mandibulaires de Cerambycidae.

2) **Les glandes labrales et épipharyngiennes.** Edmonds (1972) les a également signalées chez *Phanaeus*. Ce sont deux plages glandulaires composées chacune de plusieurs dizaines d'unités glandulaires à longs canalicules identiques (Fig. 15):

la première de ces plages, qui occupe la face ventrale du labre, est assez mal délimitée: elle tapisse principalement la région médiane, le long du suspenseur labral;

la seconde, bien délimitée, occupe le territoire épipharyngien qui borde le processus postérieur médian du suspenseur labral; à ce processus asymétrique légèrement incurvé correspond sur la face externe une brosse de soies courtes et serrées.

Les pores, masqués par les nombreux sensilles, n'ont pas pu être observés.

Données bibliographiques. Des glandes labrales ont été décrites chez des Pselaphidae (Cammaerts, 1974).

3) **Les glandes "labiales".** Elles ne comptent que quelques dizaines d'unités glandulaires situées à l'extrémité antérieure du mentum où elles forment deux petites plages symétriques de part et d'autre de l'échancrure médiane (Fig. 17). Les canalicules sont longs, semblables à ceux des glandes précédentes. Les pores ne sont pas visibles sur la face externe recouverte de poils et de soies.

Données bibliographiques. Les glandes labiales manquent généralement chez les Coléoptères, à de notables exceptions près chez certains Coccinellidae (Pradhan, 1937, 1939), où elles sont très développées.

4) **Les glandes de l'oesophage.** Elles ne sont composées que de quelques unités glandulaires, une vingtaine débouchant latéralement à proximité du pharynx dans la région tout à fait antérieure de l'oesophage. Les canalicules ont le même aspect que ceux des pièces buccales mais les dimensions sont moindres.

Données bibliographiques. Des glandes très comparables ont été décrites chez des Scarabaeoidea (Sirodot, 1858; Bonnoure, 1919).

B. LES GLANDES ANNEXÉES A L'APPAREIL GÉNITAL.

1) **La glande de la spermathèque.** Chez *Canthon*, comme chez la plupart des Scarabaeidae, c'est une glande organisée débouchant dans la capsule séminale (Halffter & Edmonds, 1982). Elle est constituée, d'un long réservoir tubulaire (0.1 x 1 mm) à paroi cuticulaire membraneuse entièrement tapissée d'unités glandulaires. Les canalicules sont de type A de très petites dimensions: le canal récepteur apical y est particulièrement réduit (Fig. 19).

Le canal de la spermathèque est dépourvu de glandes, contrairement à celui de *Scarabaeus* (Heymons, 1930) et à ceux de *Sisyphus* et *Xcosisyphus* (observation personnelle).

2) **Les glandes du vagin.** Ce sont 2 plages glandulaires symétriques débouchant dorso-latéralement dans le vagin, à peu près à la hauteur du débouché du canal de la spermathèque (Fig. 19). Elles se composent de plusieurs dizaines d'unités glandulaires groupées en petits bouquets. Avec un canal récepteur apical un peu allongé, les canalicules s'apparentent au type B.

Données bibliographiques. Les glandes vaginales décrites dans de nombreuses familles de Coléoptères sont également des plages glandulaires comparables à celles de *Canthon* (Stein, 1874; Leydig, 1859; Demandt, 1912; Casper, 1913; Rittershaus, 1927; Heberdey, 1931).

3) **Les "glandes accessoires" postérieures de la femelle.** Ces formations, poches latérales symétriques débouchant tout à fait postérieurement dans l'orifice génital (Fig. 19), sont dépourvues de canalicules et leur nature glandulaire est fort douteuse. Elles méritent cependant d'être mentionnées, ne serait-ce que pour souligner qu'elles restent d'autant plus énigmatiques chez les Scarabaeidae que leur nature glandulaire est incontestable dans les 2 familles les plus proches (Aphodiidae et Geotrupidae) comme le démontre la présence de nombreux canalicules.

Ces poches, décrites également chez *Copris* comme de simples "Chitintaschen" non glandulaires (Willimzik, 1930), semblent rares chez les Scarabaeidae, du moins sous une forme bien développée. Leur présence n'est même pas constante à l'intérieur d'un genre comme le montrent les deux espèces de *Canthon*:

chez *C. indigaccus chevrolati*, ce sont 2 poches bien individualisées sur lesquelles s'insère, côté interne, un fort apodème;

chez *C. cyanellus cyanellus*, elles sont si peu développées qu'elles ne forment que 2 vagues replis cuticulaires, chacun portant un apodème.

Chez *C. indigaccus chevrolati* comme chez *Copris*, elles apparaissent régulièrement remplies d'une matière hétérogène ayant la même apparence

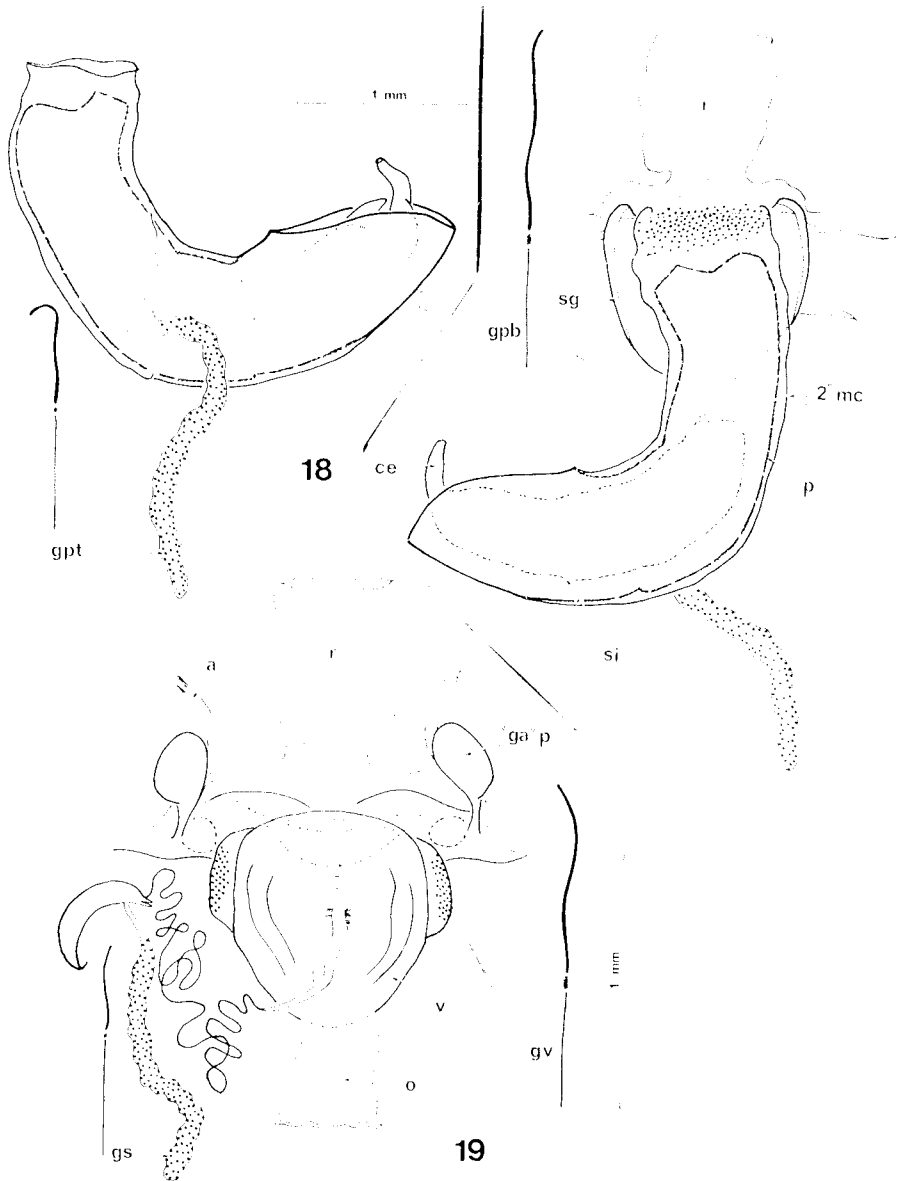


Fig. 18 et 19, emplacement des glandes annexées à l'appareil génital et représentation schématique de leur canalicule. Les unités glandulaires sont représentées par un point.

18, édéage de *Canthon cyanellus cyanellus*, à gauche en vue ventrale montrant la glande tubulaire et son insertion; à droite, en vue dorsale, montrant la plage glandulaire basale. 19, voies génitales femelles de *Canthon indigaceus chevrolati* en vue dorsale.

a: Apodème; ce: canal éjaculateur; 2e mc: 2e membrane connective; "ga"p: "glande accessoire" postérieure; gpb: glande préputiale basale; gpt: glande préputiale tubulaire; gv: glande de la spermathèque; gr: glandes vaginales; o: oviducte; p: paramère; r: rectum; sg: spiculum gastrale; si: sac interne; v: vagin.

et la même couleur que celle qui est contenue dans le rectum. La paroi cuticulaire, lisse et transparente, est semblable à celle du vagin. L'épithélium qui la recouvre n'apparaît pas sécréteur.

Données bibliographiques. Des formations comparables et pareillement situées sont connues sous le nom de "glandes accessoires" chez d'autres Coléoptères, principalement des Scarabaeoidea (Straus-Durckheim, 1828; Stein, 1847; Rittershaus, 1927; Heberdey, 1931; Menees, 1963; Berberet & Helms, 1972). Chez d'autres encore, ce sont des organes glandulaires symbiotiques (Buchner, 1928; Stammer, 1929).

4) **Les glandes préputiales.** Elles sont situées sur la membrane connective qui forme un fourreau autour de l'édéage et relie le tegmen à l'apex de l'abdomen (Fig. 18); elles débouchent donc dans l'espace étroit que délimite la membrane autour du tegmen et n'ont ainsi pas de relation directe avec le phallus proprement dit. Cette membrane, "2e membrane connective" de la plupart des auteurs, est aussi appelée "prépuce" (Lindroth, 1957), terme ici adopté pour désigner les glandes qui lui sont associées.

On distingue 2 glandes différentes (Fig. 18):

une glande tubulaire (gpt) formée par une évagination de la membrane et débouchant dorsalement dans la région de forte courbure du tegmen correspondant à peu près à la base des paramères; longue de plus de 2 mm (diamètre: 0,15 mm), la totalité de sa paroi est recouverte d'unités glandulaires de type A:

une plage glandulaire basale (gpb) occupant ventralement la région postérieure de la membrane proche de l'orifice génital; à cet endroit, la membrane s'enfonce et vient au contact de l'extrémité des paramères; plusieurs dizaines d'unités glandulaires y sont rassemblées; les canalicules ont des dimensions nettement plus importantes que ceux de la glande tubulaire et le canal récepteur apical est légèrement allongé (Fig. 18).

Données bibliographiques. Jeannel (1955) a mentionné, sans donner de référence, l'existence de "glandes édéagiennes appelée aussi préputiales" qui seraient depuis longtemps connues chez certain Scarabéides. Cependant, aucun des travaux que j'ai consultés, même anciens, ne signale ces glandes dans ce groupe de Coléoptères. En revanche, des glandes préputiales sont connues chez des Dytiscidae et des Tenebrionidae. Chez *Dytiscus*, Demandt (1912) puis Casper (1913) les décrivent comme de petites plages glandulaires situées en différents endroits de ce que les auteurs appellent "praeputium" et qui comprend à la fois les 1re et 2e membranes connectives. Quant aux deux "glandes de l'édéage" décrites chez *Tenebrio* par Dailey & Happ (1983), elles dépendent bien de la 2e membrane connective et sont très comparables à celles de *Canthon*. Les deux auteurs leur attribuent une fon-

tion lubrifiante mais les soupçonner d'émettre également des phéromones aphrodisiaques ou anti-aphrodisiaques.

DISCUSSION GENERALE: LA COMPARAISON ROULEURS-FOUISSEURS

La richesse glandulaire de *C. indigaceus chevrolati* et *C. cyanellus cyanellus* est à première vue remarquable: près d'une quinzaine de glandes différentes y ont été reconnues d'après leur emplacement et la structure de leurs canalicules: d'importance très inégale (simples unités dispersées, plages glandulaires ou glandes complexes) et diversement situées (tégument externe, pièces buccales, oesophage et appareil génital), la plupart d'entre elles étaient jusqu'ici inconnues chez les Scarabaeidae. Par ailleurs, des différences concernant la répartition glandulaire ont été observées entre les deux espèces. Entre les deux sexes, seules les glandes sternales sont différentes.

La question se pose de savoir dans quelle mesure cette richesse glandulaire peut être mise en relation avec les particularités des comportements des Scarabaeidae rouleurs et si les différences observées entre les deux espèces sont liées aux différences de comportement qui les séparent également sur quelques points particuliers.

Ces particularités (fabrication d'une pilule stercorale roulée puis enfouie dans un terrier creusé à distance de la source d'approvisionnement, répartition des tâches dans les deux sexes, participation du mâle et coopération sexuelle toujours importantes) (voir Halffter & Edmonds, 1979, 1982), exceptionnelles, voire uniques chez les Coléoptères, absentes ou beaucoup moins développées chez les Scarabaeidae fouisseurs, peuvent en effet exiger l'intervention de glandes particulières. Quant aux différences de comportement entre les deux espèces, celles que présentent *C. cyanellus cyanellus* (fabrication de boules-nids multiples, soins au nid) ont conduit Halffter (1977) et Halffter & Edmonds (1982) à distinguer cette espèce des autres rouleurs et à définir pour elle un type de nidification particulier (type V) différent du type IV rassemblant la plupart des rouleurs qui, comme *C. indigaceus chevrolati* ne font que des nids simples abandonnés après la ponte.

A la question posée, des données comparatives obtenues chez les Scarabaeidae tant fouisseurs que rouleurs, en partie seulement publiées, apportent quelques éléments de réponse. Les données bibliographiques concernant l'ensemble des Coléoptères, moins directement comparables et déjà mentionnées dans les chapitres précédents, ne seront qu'évoquées.

Les différences glandulaires entre les deux espèces de *Canthon* sont sans rapport avec les différences de comportement. Ces différences glandulaires ne concernent que la répartition des glandes sternales mâles et, dans une moindre mesure, celle des glandes sternales femelles et des unités glandulaires dispersées de type C. De telles différences, très fréquentes entre espèces ou groupes d'espèces d'un même genre, sont d'importance mineure et ne peuvent être rattachées à des comportements aussi complexes que celui soins au nid. Il faut constater qu'aucune particularité glandulaire importante pouvant être rattachée à ce comportement n'a pu être mise en évidence ni chez *C. cyanellus cyanellus* ni chez les autres Scarabaeidae connus pour leur comportement de soins au nid (*Copris*, *Eurysternus*, *Cephalodesmus*) (cf. Halffter & Edmonds, 1982), tous relativement pauvres au point de vue glandulaire (Pluot-Sigwalt, 1983).

Les différences inter- et intragénériques souvent observées dans la répartition glandulaire, celle des glandes sternales mâles tout particulièrement, semblent avant tout traduire des différences d'affinités taxonomiques. Ainsi, *C. indigaccus cherrolati*, *C. humectus*, *C. chalcites* et *C. imitator* (glandes sternales localisées sur les sternites 4, 5, 6) seraient plus proches entre eux que de *C. cyanellus cyanellus* (glandes sternales localisées sur le sternite 7) du même sous-genre *Canthon* et que de *C. viridis* (glandes sternales localisées sur le sternite 3) déjà placé dans un sous-genre différent (*Glaphyrocanthon*) (Halffter & Martínez, 1977).

Les glandes communes aux fousseurs et aux rouleurs. *Les glandes annexées aux pièces buccales et à l'oesophage* sont présentes dans l'ensemble de la famille; les glandes mandibulaires en particulier sont aussi volumineuses chez les fousseurs que chez les rouleurs. Chez les Aphodiidae et les Geotrupidae, familles voisines composées uniquement de fousseurs, des glandes comparables existent également,* tout comme chez divers autres Coléoptères. Souvent discrètes et passant facilement inaperçues, on peut penser qu'elles se révéleront plus largement répandues dans l'Ordre dès qu'elles seront systématiquement recherchées.

En ce qui concerne les deux espèces de *Canthon*, les données actuelles ne permettent d'attribuer à ces glandes qu'une fonction digestive ou de préparation des aliments qui serait générale dans l'ensemble des Scarabaeidae. Trois constatations rendent l'hypothèse probable: la plupart des glandes débouchent dans la cavité buccale et non à l'extérieur; les glandes les plus volumineuses sont associées aux mandibules, éléments les plus actifs dans

* Les glandes mandibulaires manquent toutefois dans ces deux familles qui sont en revanche pourvues de glandes maxillaires ou mandibulo-maxillaires peu développées.

la prise de nourriture (Koichi Hata & Edmonds, 1983); l'activité des glandes mandibulaires apparaît particulièrement importante chez les individus jeunes qui s'alimentent toujours intensément avant la période de reproduction. Toutefois, d'autres fonctions sont fort possibles, ainsi celle de la reconnaissance réciproque des individus suggérée par Cambefort (1984) chez *Gymnopleurus coeruleescens* (Olivier), où, dans un couple, les partenaires se reconnaissent en se touchant mutuellement les pièces buccales.

Les glandes annexées à l'appareil génital mâle et femelle sont également communes aux fouisseurs et aux rouleurs, tout en montrant des variations dans l'importance de leur développement (glandes de la spermathèque, glande préputiales) ou leur répartition (glande du vagin). La glande préputiale tubulaire qui manque chez les Aphodiidae et les Geotrupidae est très largement répandue chez les Scarabaeidae mais peut également manquer dans certains genres de fouisseurs (*Onthophagus*, *Caccobius*, *Drepanocerus*, *Euoniticellus*).

Rien ne peut être précisé sur les fonctions de ces glandes dont l'activité, d'ailleurs mal connue chez les autres Coléoptères, est avant tout liée au fonctionnement de l'appareil génital. Toutefois, en ce qui concerne la glande préputiale tubulaire, les données comparatives suggèrent qu'elle pourrait émettre des phéromones sexuelles car elles manquent jusqu'ici chez des fouisseurs où la coopération sexuelle est très peu développée (Halffter & Edmonds, 1982).

Les glandes dont la répartition dans la famille ne peut être précisée. Les unités glandulaires dispersées de *Canthon* correspondent aux "glandes dermiques" décrites chez d'autres coléoptères. La présence de ces petites glandes dans l'ensemble de l'Ordre est probable et laisse supposer au moins quelques fonctions générales comme la lubrification et la protection du tégument, parmi d'autres sans doute très diverses selon les groupes examinés.

Cependant, la présence de 3 types différents chez *Canthon* comme chez tous les rouleurs, au lieu de 2 seulement chez la plupart des fouisseurs (Aphodiidae et Geotrupidae compris) ainsi que chez d'autres Coléoptères, suggère qu'un de ces types pourrait être propre aux rouleurs. Il est actuellement impossible de préciser lequel tant les canalicules des unités dispersées sont divers, à l'exception du type A commun aux deux groupes (Pluot-Sigwalt, 1986).

Les glandes tibiales et les glandes clypéales n'ont pas été recherchées systématiquement et leur répartition dans la famille ne peut être précisée. Leur situation sur le clypéus et les tibias remarquablement actifs dans tous les travaux de fouissement et de manipulation de la masse stercorale laisse penser qu'elles sont liées à ces activités, activités tout aussi importantes chez

les fousseurs que chez les rouleurs. Toutefois, il ne serait pas étonnant de trouver sur les tibias des rouleurs, déjà modifiés et parfaitement adaptés à la forme de la pilule, des glandes particulières ayant un rapport avec cette dernière.

Les glandes propres aux rouleurs ont une relation probable avec leurs comportements. Les glandes propres aux rouleurs sont essentiellement celles qui sont situées sur le tégument abdominal: glandes pygidiales, glandes sternales, glandes androïdes de la femelle, toutes absentes chez la plupart des fousseurs, lesquels ne possèdent sur l'abdomen que des unités glandulaires dispersées. C'est ce qui ressort des données comparatives (Plout-Sigwalt, 1983 et observations non publiées) malgré des exceptions relativement nombreuses mais souvent significatives.

Si l'une ou l'autre de ces glandes peuvent exister chez quelques fousseurs (*Copris*, *Phanaeus*) ou manquer chez certains rouleurs notoires (*Sisyphus*), il reste que leur présence *simultanée* caractérise divers genres parmi les mieux connus pour leurs comportements de rouleurs (*Scarabaeus*, *Kheper*, *Gymnopleurus*, *Anachalcos*, *Canthon*) et que cette simultanéité n'a jamais été observé chez un fousseur.*

Par ailleurs, exceptions significatives, ces glandes manquent totalement chez certains Canthonini australiens (*Cephalodesmus*, *Tesserodon*) dont Matthews (1974) a indiqué qu'ils ne roulent pas de pilule contrairement à d'autres genres de la même tribu, australiens (*Tennoplectron*) ou non (*Anachalcos*), reconnus comme rouleurs et pourvus de glandes comme *Canthon*. Toujours dans la même tribu, *Canthochilum*, qualifié par Halfpter & Matthews (1966) de "poor ball roller", a des glandes abdominales si peu développées (Paulian & Plout-Sigwalt, 1984), qu'il pourrait être aussi qualifié de "poor gland bearer". Nul doute que la recherche systématique de telles exceptions se révélera d'une grande utilité pour la compréhension du rôle des glandes abdominales.

Les glandes sternales des rouleurs sont sans équivalent chez les Coléoptères par les très larges surfaces tégumentaires qu'elles occupent sur l'abdomen et leur dimorphisme sexuel accusé: le dimorphisme est tel qu'il s'agit en réalité de deux glandes différentes chez le mâle et la femelle. Le premier de ces caractères remarquables suggère l'existence d'une relation entre la large distribution glandulaire et la pilule elle-même façonnée en partie par les pressions exercées par l'abdomen: le second, que les glandes interviennent sans

* Le cas de *Coptorhina*, fousseur mycétophage, est unique en ce qu'il possède à la fois glandes sternales mâles et femelles et glandes pygidiales mais il ne possède ni les glandes androïdes de la femelle ni le troisième type d'unités glandulaires dispersées.

doute dans la coopération sexuelle et la répartition des tâches de chacun des sexes au cours de la nidification.

Depuis les observations de Tribe (1975, 1976), les glandes sternales mâles sont soupçonnées d'émettre des phéromones sexuelles; l'émission de la sécrétion s'accompagne d'une posture particulière dans laquelle le mâle se frotte l'abdomen avec les tibias postérieurs, comportement redécrit par la suite chez *C. cyanellus cyanellus* par Bellés & Favila (1983) au cours duquel le mâle dissémine la sécrétion.

Il est certain qu'en dehors de ces émissions spectaculaires apparemment destinées à attirer une femelle, la sécrétion peut être émise plus discrètement au cours de la fabrication d'une pilule et imprégner cette dernière qui devient ainsi attractive pour la femelle. Mais d'autres fonctions, non sexuelles, peuvent aussi leur être attribuées. Ainsi, Bellés & Favila (1983) ont mis en évidence l'action répulsive de la sécrétion vis à vis des larves de *Calliphora* qui ne colonisent pas les pilules qui en sont imprégnées.

Selon toute apparence, les glandes sternales de la femelle sont en relation avec le travail qu'elle est seule à effectuer dans le nid: le remodelage définitif de la pilule en boule-nid destinée à recevoir l'oeuf. Les femelles pourvues des mêmes glandes chez certains fouisseurs (*Dichotomius*, *Phanacus*) sont aussi celles qui sont connues pour remodeler en boule-nid la masse stercorale enfouie par fragments. La sécrétion pourrait agir comme liant et posséder quelque propriété, fongicide, bactéricide, ou autre, assurant la conservation de la masse stercorale. Bien entendu, il n'est pas exclu que cette sécrétion puisse également contenir des phéromones sexuelles agissant sur le partenaire, directement ou indirectement par l'intermédiaire de la pilule.

Les glandes sternales androïdes sont propres aux femelles de certains rouleurs possédant à la fois glandes sternales mâles et femelles; aucun fouisseur ne les possède. Discrètes chez *Canthon*, elles peuvent être très développées dans d'autres genres (*Anachalis*): leur ressemblance avec les glandes sternales mâles est alors si remarquable qu'elle conduit à penser que les deux glandes peuvent n'être en réalité qu'une seule et même glande inégalement développée dans les deux sexes. En dehors de ce fait, rien ne peut être précisé sur ces glandes qui, si l'on en juge par leur situation, imprègnent aussi la pilule de leur sécrétion.

Les glandes pygidiales, absentes chez les fouisseurs sauf exception (*Copris*, *Catharsius*), ont certainement le rôle défensif important qu'elles possèdent dans l'ensemble de l'Ordre. Par leurs comportements qui les conduisent à rester plus longtemps à la surface du sol, les rouleurs sont en effet plus exposés aux prédateurs que les fouisseurs. La sécrétion émise, très odorante et caractéristique chez chaque espèce, pourrait également contenir une subs-

tance de reconnaissance spécifique favorisant l'agrégation. Les groupements d'individus qui colonisent une même source de nourriture en ignorant les sources voisines sont d'observation courante: selon Cambefort (1984), ces groupements rassemblent parfois plusieurs espèces d'un même genre.

CONCLUSION

Par leurs sécrétions, les glandes tégumentaires jouent, dans les relations sociales et subsociales des Insectes, un rôle dont l'importance n'est plus à démontrer. Bien connu dans certains groupes, il l'est cependant beaucoup moins chez les Coléoptères hormis dans le cas particulier des Staphylinioidea termitophiles et myrmécophiles étudiés par Pasteels (1968a, b, 1969) et Cammaerts (1974). Le cas des Scarabaeidae rouleurs est donc d'autant plus intéressant et démonstratif qu'il porte sur des espèces que l'on peut réellement qualifier de subsociales. Aux comportements remarquables qu'ils présentent correspondent bien des particularités glandulaires non moins remarquables. Leur système glandulaire se caractérise en effet par un développement très important des glandes situées sur le tégument externe qui, au niveau de l'abdomen, est sans équivalent à ma connaissance chez les Coléoptères.

De toute évidence, les différentes glandes sternales sont liées à la pilule stercorale et elles interviennent dans la répartition des tâches et la communication chimique dans le couple. L'importance du rôle de la pilule stercorale dans la formation puis la cohésion du couple, considérée avec juste raison comme primordiale par Halffter, se trouve ainsi confortée par l'existence de substances chimiques certainement attractives. Les glandes pygidiales quant à elles, sont probablement défensives et liées à l'activité des rouleurs à la surface du sol. Mais il a tout lieu de penser que les glandes abdominales possèdent en fait de multiples fonctions: l'une, assurant la protection chimique du nid, a été mise en évidence par Bellés & Favila (1983) bien d'autres restent certainement à découvrir.

REMERCIEMENTS

Parmi les nombreux collègues qui, par leurs conseils, l'envoi de matériel ou leurs encouragements, ont facilité ces recherches depuis plusieurs années, je voudrais remercier ici plus particulièrement Gonzalo et Violeta Halffter qui ont été à l'origine de ce travail, Inelda Martínez dont la collaboration fut précieuse, Pedro Reyes Castillo qui m'a accueillie à l'Institut d'Eco-

logie de México et l'ensemble du personnel de cet Institut pour toutes les facilités dont j'ai pu disposer. Je suis également reconnaissante à Jean J. Menier de n'avoir pas ménagé son temps ni son aide pendant les séances de microscopie à balayage, à Xavier Bellés et Marsha Schlee d'avoir bien voulu traduire le résumé en espagnol et en anglais.

LITTÉRATURE CITÉE

- BELLÉS X. & FAVILA M. E., 1983. Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88: 602-607.
- BERBERET R. C. & HELMS T. J., 1972. Comparative anatomy and histology of selected systems in larval and adult *Phyllophaga anxia* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ann. ent. Soc. amer.*, 65: 1011-1053.
- BOUNOURE L., 1919. Aliments, chitine et tube digestif chez les Coléoptères. Collection de morphologie dynamique. Librairie scientifique, A. Hermann & fils, Paris.
- BUCHNER P., 1928. Ergebnisse der Symbioseforschung: I. Übertragungseinrichtungen. *Ergebnisse der Biologie*, 4: 1-129.
- CAMBEFORT Y., 1984. Etude écologique des Coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire. *Travaux des chercheurs de la station de Lamto (Côte d'Ivoire)*, 3: 320 pp.
- CAMMAERTS R., 1974. Le système glandulaire tégumentaire du Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus* Preysslér, 1790 (Pselaphidae). *Z. Morph. Tiere*, 77: 187-219.
- CARAYON J., 1969. Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des Insectes. *Annls. Soc. ent. Fr.*, 5: 179-193.
- CASPER A., 1913. Die Körperdecke und die Drüsen von *Dytiscus marginalis* L.. Ein Beitrag zum feineren Bau des Insektenkörpers. *Z. wiss. Zool.*, 107: 387-508.
- CAZALS M. & JUBERTHIE-JUPEAU L., 1983. Ultrastructure d'une glande sternale tubuleuse des mâles de *Spreonomus hydrophilus* (Coleoptera, Bathysciinae). *Can. J. Zool.*, 61: 673-684.
- DAILEY P. J. & HAPP G. M., 1982. Morphology of the aedeagal gland of the male mealworm beetle (*Tenebrio molitor* L.). *J. Morph.*, 171: 259-281.
- DELACHAMBRE J., 1973. L'ultrastructure des glandes dermiques de *Tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). *Tissue & Cell*, 5: 243-257.
- DEMANDT C., 1912. Der Geschlechtsapparat von *Dytiscus marginalis* L.. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. *Z. wiss. Zool.*, 113: 171-299.
- DENNEL R., 1912. The structure and function of the mouth-parts, rostrum and foregut of the weevil *Calandra granaria* L. *Philos. Trans. R. Soc. (B)*, 231: 247-291.
- DEROE C., 1983. Répartition et ultrastructure des glandes défensives des Chrysomelidae adultes (Insecta, Coleoptera). Thèse de Doctorat, Université libre de Bruxelles, 155 pp.
- DEFTNER K., 1987. Chemosystematics and evolution of Beetle chemical defenses. *A. Rev. Ent.*, 32: 47-88.
- DÖNGES J., 1954. Der Kopf von *Cionus scrophulariae* L. (Coleoptera, Curculionidae). *Zool. Jb. Anat.*, 71: 1-76.
- EDMONDS W. D., 1972. Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the Phanaeina dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 49: 731-874.
- EVANS M. E. G., 1961. The musculature and reproductive systems of *Atomaria ruficornis* (Marsham) (Coleoptera, Cryptophagidae). *Trans. roy. Soc. Edinb.*, 64: 297-399.
- FAUSTINI D. L., POST D. C. & BURKHOLDER W. E., 1982. Histology of aggregation pheromone gland in the red flour beetle. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 75: 187-190.

- FORSYTH D. J., 1972. The structure of the pygidial defense glands of Carabidae (Coleoptera). *Trans. zool. Soc. Lond.*, 32: 249-309.
- HALFFETER G., 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg. (Coleoptera: Scarabaeinae). *Ciencia (Mex.)*, 20: 225-320.
- , 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaest. ent.*, 13: 231-253.
- HALFFETER G., HALFFETER V. & HUERTA C., 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88: 585-594.
- HALFFETER G. & EDMONDS W. D., 1979. Evolución de la nidificación y de la cooperación bisexual en Scarabaeinae. *Folia Entomol. Mex.*, 42: 13-20.
- , 1982. The nesting behavior for dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach. Publ. Instituto de Ecología, México, D. F., 10: 176 pp.
- HALFFETER G. & MARTÍNEZ A., 1977. Revisión monográfica de los *Canthonina* americanos. IV Parte. Clave para géneros y subgéneros. *Folia Entomol. Mex.*, 33: 29-107.
- HALFFETER G. & MATTHEWS E. G., 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.*, 12-14: 1-312.
- HAMMACK L. & BURKHOLDER W. E. & MA M., 1973. Sex pheromone localization in females of six *Trogoderma* species (Coleoptera: Dermestidae). *Ann. ent. Soc. Amer.*, 66: 545-550.
- HATA K. & EDMONDS W. D., 1983. Structure and function of the mandibles of adult dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Int. J. Insect Morph. Embryol.*, 42: 1-12.
- HEBERDEY R. F., 1931. Zur Entwicklungsgeschichte, vergleichende Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausführewege der Insekten. *Zeit. Morph. Ökol. Tiere*, 22: 416-586.
- HEYMONS R., 1930. Über die Morphologie des weiblichen Geschlechtsapparats der Gattung *Scarabaenus* L. *Zeit. Morph. Ökol. Tiere*, 18: 536-574.
- HONOMICHE K., 1975. Beitrag zur Morphologie des Kopfes der Imago von *Gyrinus substriatus* Stephens, 1829 (Coleoptera, Insecta). *Zool. Jb. Anat.*, 92: 218-295.
- JEANNEL R., 1955. L'édéage. Initiation aux recherches sur la systématique des Coléoptères. *Pub. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, 16: 155 pp.
- JUBERTHIE-JUPEAU L. & CAZALS M., 1984. Les différents types de la glande sternale tubuleuse propre aux mâles de certains Coléoptères Bathysciinae souterrains. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 298: 393-396.
- KENDALL D. A., 1972. The dermal glands of some adult beetles. *J. Ent.* (4), 46: 153-159.
- LEVINSON H. Z., LEVINSON A. R., JEN T. C., WILLIAMS J. L. D., KAHN G. & FRANKE W., 1978. Production site, partial composition and olfactory perception of pheromone in the male hide beetle. *Naturwissenschaften*, 65: 543-544.
- LEW A. C. & BALL H. J., 1978. The structure of the apparent pheromone-secreting cells in female *Diabrotica virgifera*. *Ann. ent. Soc. amer.*, 71: 685-688.
- LEYDIG F., 1859. Zur Anatomie der Insekten. *Arch. Anat. Physiol.*, 1: 33-89.
- LINDROTH C. H., 1957. The principal terms used for male and female genitalia in Coleoptera. *Opus. Ent.*, 22: 241-256.
- MARTÍNEZ I. & CAUSSANEL C., 1984. Modifications de la *pars intercerebralis*, des *corpora allata*, des gonades et comportement reproducteur chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 299: 597-602.
- MATTHEWS E. G., 1974. A revision of the Scarabaeinae dung beetles of Australia. II. Tribe Scarabaeini. *Aust. J. Zool., Suppl. Ser.*, 21: 1-214.
- MENEES J. H., 1963. Embryonic and postembryonic homologies of insect genitalia as revealed in development of male and female reproductive systems of the European

- chafer, *Amphimallon majalis* Razoumovsky (Coleoptera: Scarabaeidae). *Cornell Univ. agr. exp. Station Mem.*, No. 381: 59 pp.
- MOORE B. P. & BROWN W. V., 1971. Chemical defence in longhorn beetles of the genera *Stenocentrus* and *Syllitus* (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Aust. ent. Soc.*, 10: 230-232.
- MURRAY F. V. & TIEGS O. W., 1935. The metamorphosis of *Calandra oryzae*. *Quart. J. micr. Sci.*, 77: 405-495.
- NOIROT C. & QUENNEDEY A., 1971. Fine structure of Insect epidermal glands. *J. Rev. Ent.*, 19: 61-80.
- OEHME B. G., 1951. Neue Drüsen bei Malachiidae (Col.). *Ent. Blätter*, Krefeld, 17: 16-22.
- PASTEELS J. M., 1968a. Le système glandulaire tégumentaire des Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae) et son évolution chez les espèces termitophiles du genre *Termitella*. *Arch. Biol. (Liège)*, 79: 381-169.
- , 1968b. Les glandes tégumentaires des Staphylinus termitophiles (Coleoptera). II. Les genres *Termitellodes*, *Terrella* et *Nasutitella* (Aleocharinae, Corotocini, Termitogastrina). *Insectes soc.*, 15: 337-358.
- , 1969. Les glandes tégumentaires des Staphylinus termitophiles. III. Les Aleocharinae des genres *Termitopullus*, *Perinthodes*, *Catalina* (Termitonannini, Perinthina), *Termitusa* (Termitohospitini, Termitusina). *Insectes soc.*, 16: 1-26.
- PAULIAN R. & PLUOT-SIGWALT D., 1981. Les Canthonines de Nouvelle-Calédonie (Coleoptera, Scarabaeidae). Etude systématique et biogéographique. *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, A, 6: 1091-1133.
- PLUOT-SIGWALT D., 1982. Diversité et dimorphisme sexuel de glandes tégumentaires abdominales chez les Coléoptères Scarabaeidae. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 291: 945-948.
- , 1983. Les glandes tégumentaires des Coléoptères Scarabaeidae: répartition des glandes sternales et pygidiales dans la famille. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88: 597-602.
- , 1986. Les glandes tégumentaires des Coléoptères Scarabaeidae: Structure et diversité des canalicules. *Annls Soc. ent. Fr.*, 22: 163-182.
- PRADHAN S., 1937. Labial glands in Coleoptera. *Current Sci.*, 5: 590-591.
- , 1939. Glands in the head capsule of Coccinellid beetles with a discussion on some aspect of gnathal glands. *J. Morph.*, 64: 47-66.
- RITTERSHAUS K., 1927. Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* L. und *Anomala aenea* Geer. (Coleoptera). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 8: 271-408.
- SCHULZE L., 1975. A review of silk production and spinning activities in Arthropoda with special reference to spinning in Tenebrionid larvae (Coleoptera). *Transaal Mus. Mem.*, No. 19: 1-49.
- SIRODOT S., 1858. Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. *Annls. Sv. nat. Zool.*, 1e sér., 10: 111-189; 251-331.
- SRIVASTAVA C. S., 1959. The maxillary glands of some Coleoptera. *Proc. r. ent. Soc. Lond.*, A, 34: 57-62.
- STAMMER H. J., 1929. Die Symbiose der Lagriiden (Coleoptera). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 15: 1-31.
- STANIC V., ZLOTKIN E. & SHULOV A., 1970. Localization of pheromone excretion in the female of *Trogoderma granarium* (Dermestidae). *Entomologia exp. appl.*, 13: 342-351.
- STEIN F., 1817. Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. Berlin, Duncker & Humblot, 139 pp.
- STRAUS-DURCKHEIM H., 1828. Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du *Melolontha vulgaris* (Hanneton) donnée comme exemple de l'organisation des Coléoptères. Paris, 435 pp.

- TANNER W. & HIEN B. C., 1973. Nachweis und Funktion eines "Versammlungsdustoffes" und eines "Alarmdustoffes" bei *Blaps mucronata* Latr. 1804 (Coleopt.-Tenebrionidae). *Biol. Zbl.*, 92: 601-612.
- TRIBE G. D., 1975. Pheromone release by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *S. Afr. J. Sci.*, 71: 277-278.
- , 1976. The ecology and ethology of ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Thèse, Department of Entomology, Faculty of Agriculture, University of Natal, 160 pp.
- WEATHERSTON J. & PERCY J. E., 1978. Venoms of Coleoptera. In: Arthropod venoms, Springer Verlag, Sergio Bettini Ed. *Handb. Exp. Pharm.*, 48: 511-554.
- WILLMZIK E., 1930. Über den Bau der Ovariolen verschiedener Coprophager Lamellicornier und ihre Beziehung zur Brutpflege. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 18: 669-670.